

# Modellierung der raum-zeitlichen Dynamik von Pflanzenpopulationen

Richter, Otto  
Lipsius, Kai

Veröffentlicht in:  
Abhandlungen der Braunschweigischen  
Wissenschaftlichen Gesellschaft Band 59, 2007,  
S.111-128



J. Cramer Verlag, Braunschweig

## **Modellierung der raum-zeitlichen Dynamik von Pflanzenpopulationen\***

OTTO RICHTER und KAI LIPSUS

Institut für Geoökologie der Technischen Universität Braunschweig  
Langer Kamp 19c, D-38106 Braunschweig  
mail: O.Richter@tu-bs.de

Modelle für die raum-zeitliche Dynamik von Pflanzenpopulationen werden auf so unterschiedlichen Gebieten wie die Ausbreitung von herbizidresistenten Biotypen in der Landwirtschaft, die Abschätzung von Risiken der Ausbreitung genetischer Informationen von genetisch veränderten Kulturpflanzen oder die Migration von Pflanzen unter Klimaänderungen angewendet. In dieser Arbeit werden Modellansätze für die lokale Populationsdynamik, die Ausbreitung innerhalb kleiner Landschaftsausschnitte, die Ausbreitung von Pollen und die großmaßstäbige Ausbreitung von Populationen dargestellt. Modellansätze sind zelluläre Automaten, atmosphärische Transportmodelle für die Pollenausbreitung und ein neuartiger aggregierter Ansatz in Form von partiellen Differentialgleichungen für die Dynamik im Landschaftsmaßstab.

### **I. Einführung**

Ökosysteme lassen sich als nichtlineare dynamische Systeme auffassen. Ihre Dynamik wird von äußeren Variablen wie Klima, Zusammensetzung der Atmosphäre und anthropogenen Aktivitäten als Führungsvariablen beeinflusst. Im Gegensatz zu technischen Systemen, für die Systemmodelle zuerst entwickelt wurden, haben Ökosysteme eine intrinsische Dynamik bedingt durch die Evolution, so dass sich Systemkenngrößen säkular ändern können. Dynamische Systeme können stabile stationäre Zustände besitzen. In der Vegetationsökologie bezeichnet man solche Zustände als Klimaxvegetation. Dabei ist jedoch zu beachten, dass dieser Begriff ein Konstrukt ist, das sich aus der Theorie dynamischer Systeme nur dann begründen lässt, wenn das System konstanten äußeren Bedingungen ausgesetzt ist und keine intrinsische stochastische Dynamik auf-

---

\* (Eingegangen 29.02.2008) Der Vortrag wurde am 20.11.2006 anlässlich des Symposiums „Global change und biologische Invasionen“ der Braunschweigischen Wissenschaftlichen Gesellschaft und des Instituts für Geobotanik der Gottfried Wilhelm Leibniz Universität Hannover gehalten.

weist, wie sie durch evolutionäre Prozesse induziert wird. Man kann daher nur von quasi-stationären Zuständen ausgehen, die sich als Spezialfall ergeben, wenn die Führungsvariablen über längere Zeiträume konstant bleiben und nur solche evolutionäre Änderungen auftreten, bei denen die Struktur des Ökosystems im Wesentlichen erhalten bleibt.

Die natürliche Dynamik ist längst überprägt durch anthropogene Aktivitäten auf kurzen Zeitskalen, die massiv in Ökosysteme eingreifen. Zu nennen ist hier die Beschleunigung evolutionärer Prozesse durch Anwendung von Herbiziden, die Resistenzentwicklungen in Gang setzen und damit die Ausbreitung der resistenten Unkräuter beeinflussen. Des Weiteren entstehen direkte Eingriffe in evolutionäre Prozesse durch die Einführung von gentechnisch veränderten (GV) Pflanzen in der Landwirtschaft, deren genetische Information auf verwandte Wildpflanzen und u. U. durch horizontalen Genfluss auch auf andere Arten übertragen werden kann. Ein ähnliches Problem stellt die gewollte und ungewollte Einführung von Neophyten dar, die oftmals ein vergleichsweise schnelles Ausbreitungsmuster aufweisen. Die Einführung von GV Kulturpflanzen in die Landwirtschaft führt außerdem dazu, dass nicht nur die Ausbreitung von Pflanzenpopulationen, die über Jahre hinweg erfolgt, untersucht werden muss, sondern dass auch eine Quantifizierung des kurzfristigen jährlichen Genflusses zwischen Feldern der selben Kulturpflanzenart durch Pollendispersion notwendig ist, um eine Trennung von GV und nicht genveränderten (nGV) Produktionsketten zu gewährleisten. Hinzu kommt, dass der Mensch auch die anderen Führungsvariablen, also die Umwelt- und Klimavariablen kurz- und langfristig stark beeinflusst. All diese Prozesse spielen sich im Raum und in der Zeit ab.

Modelle für die raum-zeitliche Dynamik von Pflanzenpopulationen sind daher nicht nur von grundlagenwissenschaftlichem Interesse, sondern sie ermöglichen darüber hinaus eine Reihe von praktischen Anwendungen. Sie haben inzwischen eine große Bedeutung für die Biosicherheitsforschung erlangt und werden u. a. verwendet, um die Risiken der horizontalen und vertikalen Ausbreitung genetischer Informationen von genetisch GV Kulturpflanzen abzuschätzen (GENESYS, COLBACH et al., 2001, MAPOD, ANGEVIN et al., 2001 etc.). Andere Anwendungen zielen auf die Vorhersage der Migration von Pflanzen unter sich verändernden Klimabedingungen (LISCHKE et al. 2006), oder die Ausbreitung von resistenten Unkräutern (JASIENIUK & MAXWELL, 1994; MAXWELL et al., 1990).

Die Modellbildung verlangt die Integration von Submodellen, welche die lokale Dynamik am Ort sowie die Ausbreitung von Samen und Pollen beschreiben, und gegebenenfalls von Submodellen für genetische Wechselwirkungen. Für die Modellbildung werden je nach der betrachteten räumlichen Skala unterschiedliche Ansätze verwendet. Im Einzelnen werden Modelle für

- die lokale Populationsdynamik
- die Ausbreitung innerhalb kleiner Landschaftsausschnitte

- die Ausbreitung von Pollen und
- die großmaßstäbige Ausbreitung von Populationen

betrachtet. Für lokale Dynamiken und kleinräumige Ausbreitung werden zeitdiskrete Populationsmodelle in zelluläre Automaten eingebettet. Dieser Ansatz wird auf die Ausbreitung herbizidresistenter annueller Unkräuter angewendet. Für höhere Skalen wird ein neuartiger aggregierter Ansatz in Form von partiellen Differentialgleichungen (DGLn) verwendet (RICHTER 2008, RICHTER und SEPPELT 2004). Lokales Wachstum wird hier durch gewöhnliche DGLn die Ausbreitung von Samen und Pollen durch partielle DGLn modelliert.

## II. Ausbreitung annueller Pflanzenpopulationen

### 1. Modell für Lokale Dynamiken

#### Notation

$S$ :	Samenpotenzial (Anzahl Samen/Fläche)
$K$ :	Dichte der Keimlinge
$J$ :	Dichte junger Pflanzen
$R$ :	Dichte reifer Pflanzen
$p_w$ :	Überlebenswahrscheinlichkeit des Samens im Winter
$p_s$ :	Überlebenswahrscheinlichkeit des Samens im Sommer
$p_A$ :	Auflaufwahrscheinlichkeit
$p_J$ :	Entwicklungswahrscheinlichkeit von Jungpflanzen
$p_R$ :	Entwicklungswahrscheinlichkeit Jungpflanze → reife Pflanze
$D_{max}$ :	maximale Dichte der Jungpflanzen
$L$ :	Formfaktor für die Dichteabhängigkeit der Überlebenswahrscheinlichkeit der Jungpflanzen
$A$ :	Anzahl Samen pro Pflanze
$A_{max}$ :	maximale Anzahl Samen pro Pflanze
$\varepsilon$ :	Konkurrenzkoefizient bei der Samenbildung durch die eigene Art
$\varphi$ :	Konkurrenzkoefizient bei der Samenbildung durch andere Pflanzen
$\lambda$ :	Formfaktor für die Dichteabhängigkeit der Samenproduktion
$w_H$ :	Effizienz eines Herbizideinsatzes (Anteil abgetöteter Pflanzen)
$w_S$ :	Reduktionsfaktor für die Samenproduktion nach Überleben eines Herbizideinsatzes

In diesem Abschnitt wird ein einfaches Modell für die Dynamik einer annuellen Pflanze dargestellt, das als Grundlage für weitere Modellentwicklungen dient. Ausgangspunkt der Modellierung ist der Lebenszyklus, der im Falle annueller Pflanzen durch einen einfachen Graphen dargestellt werden kann. Die Knoten

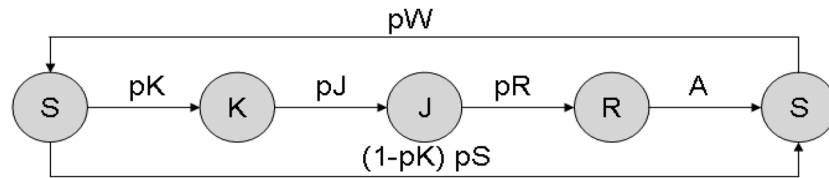


Abb. 1. Lebenszyklusgraph einer annuellen Pflanze mit den Stadien Samen, Keimling, Jungpflanze und reife Pflanze. (weitere Einzelheiten s. Text).

eines Lebenszyklusgraphen stellen die Entwicklungsstadien dar (Abb. 1). Diese sind das Samenpotenzial im Boden ( $S$ ), Keimpflanzen ( $K$ ), Jungpflanzen ( $J$ ), reife, samenbildende Pflanzen ( $R$ ) und frischer Samen ( $A$ ). Die Übergänge zwischen den Knoten (Stadien) werden durch Pfeile, die so genannten Kanten dargestellt. Diese werden durch die Kantenbelegungen quantifiziert, die entweder Übergangswahrscheinlichkeiten ( $p_i$ ) oder Anzahl von Samen ( $A$ ) darstellen. Die Dynamik wird durch Dichteabhängigkeiten der Überlebenswahrscheinlichkeit der Jungpflanzen und des Samenertrages bestimmt

Damit lässt sich aus dem Graphen die folgende diskrete Dynamik ableiten:

Die Anzahl der Keimpflanzen ( $K_i$ ) im Jahre „i“ wird durch die Auflaufwahrscheinlichkeit ( $p_K$ ) und das Samenpotenzial im Frühjahr bestimmt:

$$K_i = p_K S_i \quad (1)$$

Die Entwicklung vom Keimling zur Jungpflanze wird als dichteabhängig mit einer maximalen Jungpflanzendichte ( $D_{\max}$ ) angenommen. Zusätzlich wird die Entwicklung vom Keimling zur Jungpflanze von der Wirksamkeit der Herbizide ( $w_H$ ) beeinflusst.

$$J_i = p_J K_i (1 - w_H) \quad \text{mit} \quad p_J = \frac{D_{\max}}{K_i + L} \quad (2)$$

Der Parameter  $w_H$  bestimmt den Grad der Resistenz der Pflanze gegenüber dem Herbizid. Ein Teil der Jungpflanzen entwickelt sich mit der Überlebenswahrscheinlichkeit  $p_J$  zu reifen, Samen bildenden Pflanzen ( $R$ ).

$$R_i = p_R J_i \quad (3)$$

Die Samenproduktion ( $A_i$ ) wird durch die Dichte der reifen Pflanzen ( $R_i$ ) und konkurrierender Pflanzen ( $F_i$ ) reduziert. Dabei wird berücksichtigt, dass Pflanzen, welche die Herbizidapplikation überleben, weniger Samen produzieren (Reduktionsfaktor  $w_S$ ).

$$A_i = \frac{A_{\max} R_i}{(1 + \varepsilon R_i + \varphi F_i)^\lambda} (1 - w_H) w_S \quad (4)$$

Der Anteil keimfähiger Samen im nächsten Herbst ( $S_{i+1}$ ) ergibt sich aus der Summe der im Boden überdauernden nicht erfolgreich gekeimten Samen und der neu gebildeten Samen. Es wird davon ausgegangen, dass die Überlebenswahrscheinlichkeit des Samens im Boden im Winter ( $p_w$ ) höher ist als die Überlebenswahrscheinlichkeit des Samens im Boden im Sommer ( $p_s$ ). Im Frühjahr des nächsten Jahres „i+1“ ergibt sich damit das Samenpotenzial.

$$S_{i+1} = (S_i \cdot (1 - p_A) \cdot p_s + A_i) \cdot p_w \quad (5)$$

Die zeitliche Dynamik folgt also einer nichtlinearen Iteration der Form  $S_{i+1} = f(S_i)$  die sich leicht programmieren lässt. Die in Abbildung 2 dargestellten Simulationsläufe zeigen die Bedeutung der Überlebenswahrscheinlichkeit des Samens für die langfristige Populationsentwicklung. Es wird die folgende Situation simuliert: Eine Unkrautpopulation wird einige Jahre hintereinander durch ein Herbizid bekämpft. Nach dem Ende der Herbizidapplikation kann sich die Population wieder neu etablieren, da noch Samenpotenzial vorhanden ist.

Dabei spielt die Form der Überlebenskurve eine entscheidende Rolle. Im obigen Modell wurde implizit von einer exponential verteilten Lebensdauer-verteilung ausgegangen, d. h. unabhängig vom Alter des Samens stirbt immer der gleiche Anteil ab. Wenn das nicht der Fall ist, muss die Altersstruktur des Samenpotenzials berücksichtigt werden.

Abbildung 3 zeigt als Beispiel einer nicht exponential verteilten Lebensdauer die Überlebenskurve von Samen von *Chenopodium album*, die sich durch eine Weibull Verteilung gut beschreiben lässt.

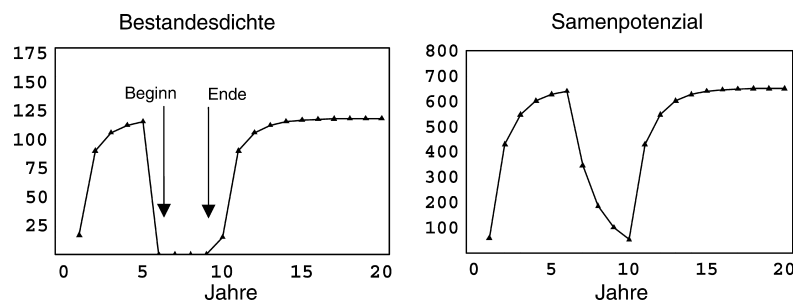


Abb. 2. Neuetablierung einer Unkrautpopulation aus dem Samenpotenzial nach Ende eines mehrjährigen Herbizideinsatzes von Beginn bis Ende.

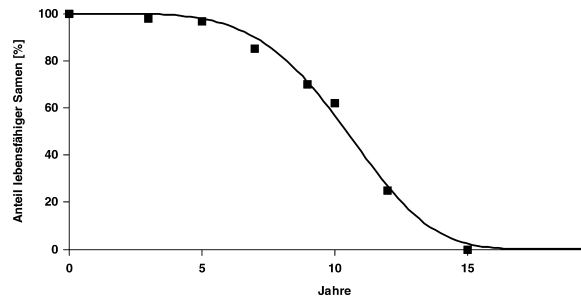


Abb. 3. Überlebenskurve des Samens von *Chenopodium album* (Daten von Koch, Universität Hohenheim, pers. Mitteilung).

## 2. Ein zellulärer Automat für die Ausbreitung resistenter Unkräuter

Im Kontext des zeitdiskreten Ansatzes lässt sich die räumliche Dynamik durch Einbettung des lokalen Modells in ein räumliches Raster mit Samenaustausch zwischen den Rasterzellen modellieren. Ein solcher Ansatz gehört zu der Klasse der zellulären Automaten. Ein zellulärer Automat enthält

- ein regelmäßiges Gitter  $G$ , dessen Elemente  $i \in G$  Zellen genannt werden,
- einen Zustandsvektor  $\mathbf{Z} = (z_1, z_2, \dots, z_s)$  der Dimension  $s$
- eine Menge  $N$  der Mächtigkeit  $n$  an Nachbarschaftszellen und
- eine lokale Übergangsfunktion  $f: Z^n \rightarrow Z$ .

Die  $s$  Komponenten des Zustandsvektors sind die Dichten der Pflanzen in ihren jeweiligen Stadien. Auf den Zellen laufen also die lokalen Dynamiken ab und die Beeinflussung durch die Nachbarzellen (lokale Übergangsfunktion) geschieht durch Samenausbreitung. Der in einer Zelle gebildete Samen wird gemäß bestimmten Regeln auf die Nachbarzellen verteilt. Die Regeln können flexibel formuliert werden. So ist es z. B. möglich, Entfernungs- und Richtungsabhängigkeiten zu formulieren. Dabei ist zu berücksichtigen, dass im klassischen zellulären Automaten Reichweite und Ausbreitungsgeschwindigkeit durch die Wahl der Nachbarschaft und durch den gewählten Zeitschritt bestimmt sind.

Für das folgende Beispiel wird das oben beschriebene Modell durch ein altersstrukturiertes Samenpotenzial und durch ein genetisches Submodel erweitert. Es werden drei Genotypen  $aa$ ,  $AA$ ,  $aA$ , eingeführt, die nach dem Hardy-Weinberg Ansatz wechselwirken und unterschiedliche Herbizidresistenzen, festgemacht am Parameter  $w_H$ , aufweisen. Die Struktur dieses Modells ist in Abbildung 4 dargestellt. Die Abbildung zeigt zwei Formen von möglichen Umgebungen: Neu-

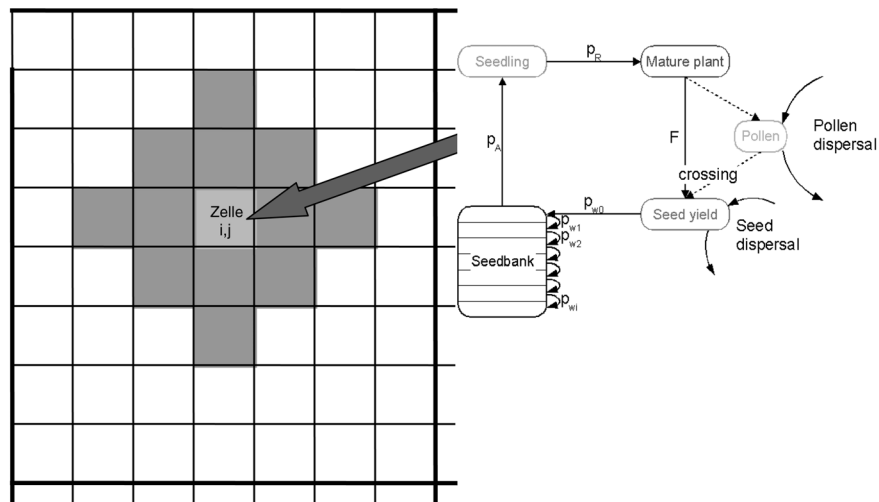


Abb. 4. Konzeptuelles Modell eines zellulären Automaten für die Ausbreitung einer Population annueller Pflanzen.

mann Umgebung (hell grau) und eine erweiterte Moore Umgebung (hell grau und dunkel grau). Die detaillierten Modellgleichungen für dieses konzeptuelle Modell sind bei RICHTER et al. (2002) beschrieben.

Abbildungen 5a-d zeigen die Ausbreitung einer herbizidresistenten Unkrautart unter Daueranwendung eines Herbizides. Zu Beginn der Simulation wird angenommen, dass im linken Feld einige Herde resistenter Pflanzen vorhanden sind. Im übrigen Gebiet kommt nur der ursprüngliche sensitive Biotyp vor. Zwischen den beiden Feldern besteht ein Brachestreifen, auf dem nicht gespritzt wird. Die Sequenz der Bilder zeigt, wie sich der resistente Biotyp zunächst in dem linken Feld ausbreitet und nach dem Durchbruch durch den Brachestreifen auch das rechte Feld infestiert.

### III. Ausbreitung von Pollen

Die mathematische Beschreibung der Ausbreitung von Pollen als Träger genetischer Information hat jüngst an Bedeutung gewonnen. Durch die Einführung von GV Kulturen in die Landwirtschaft stellt sich das Problem der Koexistenz zwischen GV und nGV Kulturen. Eine Frage ist, wie groß Sicherheitsabstände zwischen den unterschiedlichen Kulturen gewählt werden müssen, um ungewollten Genfluss durch Pollenflug zu beschränken. Die Ausbreitung von Pollen



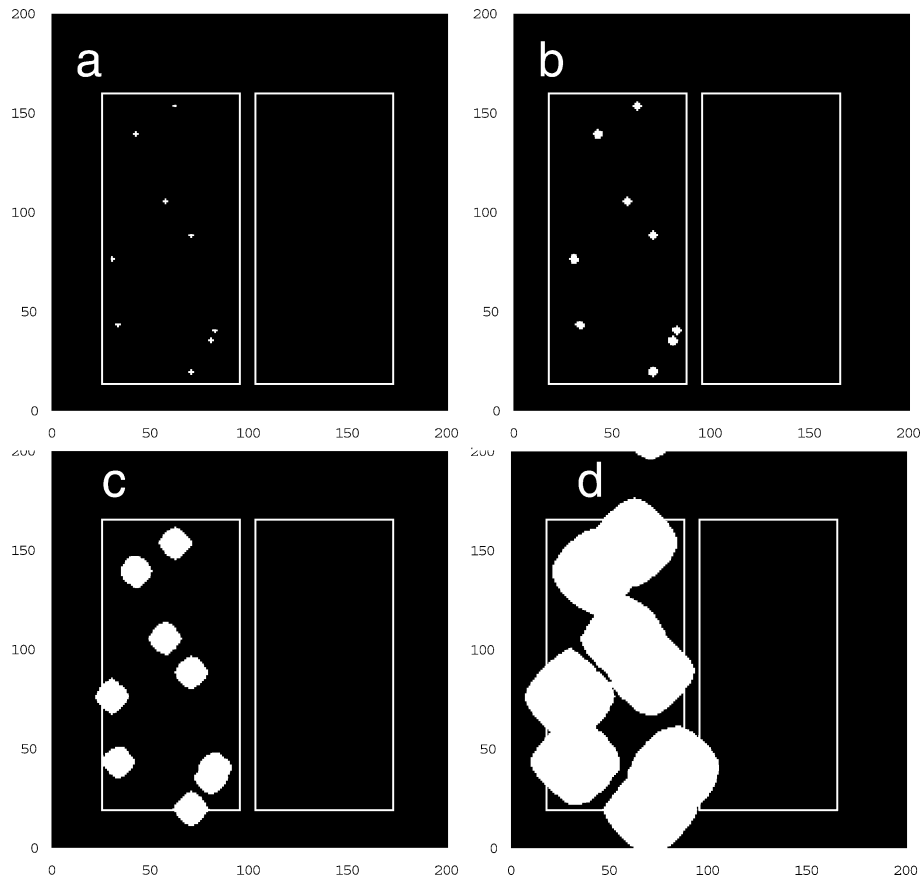


Abb. 5 a-d. Zeitliche Folge der Ausbreitung eines herbizidresistenten Biotyps (weiß) unter ständiger Herbizidapplikation.

ist gemessen am Zeitintervall von zellulären Automaten, der sich am Lebenszyklus der Pflanze orientiert, ein schneller Prozess. Diese durch die diskrete Struktur des zellulären Automaten gegebene Einschränkung in Bezug auf die Pollendispersion (und gleichsam die Samendispersion) kann behoben werden, indem während eines Zeitschrittes ein zeitkontinuierliches Ausbreitungsmodell gerechnet wird, welches den Pollen in Abhängigkeit von Windrichtung und Quellstärke auf die Felder des zellulären Automaten verteilt. Diese Modelle sind hybrid in Bezug auf die Dynamik, da hier ein stetiges in ein diskretes Modell eingebettet wird. Beispiele für solche hybriden Modelle sind das Modell „Tri\_Mig“ von LISCHKE et al. (2006) für die Ausbreitung von Bäumen im

alpinen Raum in der Nacheiszeit und das Modell „GENESYS“ (Colbach et al., 2001) für die Ausbreitung von GV Kulturpflanzen.

## 1. Lagrange Ansatz

### Notation

$Q(x,y,z|x',y',z')$ : Wahrscheinlichkeitsdichtefunktion für den Transport eines Partikels von  $(x',y',z')$  nach  $(x,y,z)$ .

$P$ : Pollendichte

$E$ : Quellterm für Pollenemission

$p_g$ : Wahrscheinlichkeit für die Auskreuzung von GV Pollen

$M$ : Meteorologische Variablen

$B$ : Biologische Variablen

$G$ : Geometrische Variablen

Der klassische Lagrange Ansatz wird für die Ausbreitung von Partikeln in der Atmosphäre verwendet. Er beruht auf der stochastischen Beschreibung der Weglängen eines Ensembles von Partikeln durch eine Dichtefunktion  $Q(x,y,z|x',y',z')$  für die Wahrscheinlichkeit eines Transports vom Quellort  $(x',y',z')$  zum Zielort  $(x,y,z)$ . Die Konzentration der Pollen,  $P$  am Ort  $(x,y,z)$  ist dann gegeben durch das Integral über das Produkt aus Quelledichte  $E(x',y',z')$  und der Dichtefunktion:

$$P(x,y,z) = \int_0^x \int_0^y \int_0^z Q(x,y,z|x',y',z') E(x',y',z') dx' dy' dz' \quad (6)$$

Im Kontext der Biosicherheitsforschung sind die Zielvariablen aber nicht primär die Pollendichten sondern das Ausmaß des Genflusses durch Pollen von GV Feldern (auch bezeichnet als Donor) in nGV Felder (Rezipient) (KLEIN et al., 2003). Dieser hängt nicht von einem einmaligen Transportereignis ab, sondern er integriert die gesamte Vorgeschichte, d. h. den Witterungsverlauf und die daraus resultierenden Pollenkonkurrenzsituationen, also das Verhältnis von GV Pollen zu nGV Pollen, während der gesamten Blühphase (ARRITT et al., 2007). Zusätzlich zum Windtransport wird je nach Kulturpflanzenart ein Teil der Pollen auch durch Insekten verbreitet. Die Wahrscheinlichkeit für ein Auskreuzungsereignis hängt ab

- von den Konzentrationen an Donor- und Rezipientenpollen am Ort der weiblichen Blüten  $(x,y,z)$
- vom Anteil der Selbstbefruchtung der Rezipientenpopulation
- der Überlappung von Pollenschüttungsphasen der Donor- und Rezipientenpopulation mit der sensitiven Phase der Rezipientenpopulation.

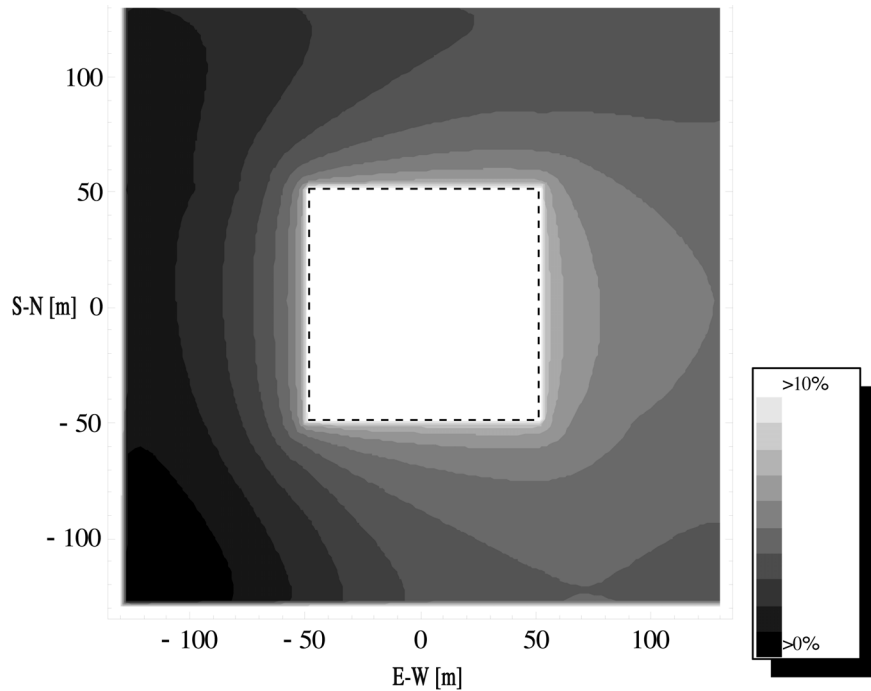


Abb. 6. Mithilfe von Lagrange-Modellen berechnete Auskreuzungsraten von einem GV-Maisfeld (innerhalb des gestrichelten Quadrats) in ein umgebendes nGV Maisfeld unter Berücksichtigung der Meteorologie während der Blühphase (überwiegend Westwinde), verändert nach LIPSIOUS et al., 2007

Der Lagrange-Ansatz kann daher erweitert werden, um die Wahrscheinlichkeit für Gentransfer am Ort  $(x,y,z)$ ,  $p_g(x,y,z|M,B,G)$ , in Abhängigkeit von meteorologischen Variablen  $M$ , biologischen Variablen  $B$  und geometrischen Variablen  $G$  zu berechnen (LIPSIOUS et al., 2007). Abbildung 6 zeigt die Vorhersage für die Auskreuzungswahrscheinlichkeiten um ein Mais-Donorfeld unter Berücksichtigung der meteorologischen Bedingungen während der gesamten Blühphase. Die dargestellten Auskreuzungsraten ergeben sich durch ein gewichtetes Mittel der Pollenkonkurrenzen die durch das Pollentransportmodell unter Berücksichtigung der jeweiligen Windverhältnisse während der Blühphase vorhergesagt wurden. Die Auskreuzungsraten sind hoch in der unmittelbaren Umgebung des Donorfeldes und nehmen in Hauptwindrichtung Aufgrund der erhöhten Pollendispersion deutlich langsamer ab als gegen die Hauptwindrichtung.

## 2. Eulerscher Ansatz

### Notation

- $P$ : Pollendichte  
 $K_{ij}$ : Komponenten des Eddy Diffusivitätstensors  
 $\vec{u}$ : Vektor des Windfelds und Sinkgeschwindigkeit der Pollen  
 $E$ : Quellterm für Pollenemission

Der Lagrange Ansatz basiert auf einer stochastischen Beschreibung des Ausbreitungsvorganges. Oft ist es jedoch von Interesse, ein Einzelereignis im Detail zu simulieren, z. B. die Ausbreitung einer Pollenwolke über unebenem Terrain (JAROSZ et al., 2004). Dazu wird i. d. R. der Eulersche Ansatz verwendet, in dem die Ausbreitung eines Ensembles von Partikeln relativ zu einem festen Koordinatensystem beschrieben wird.

Dies ergibt Systeme von gekoppelten partiellen DGLn. Partielle DGLn haben ihren Ursprung in der Physik. Sie werden zur Modellierung von Transportprozessen, Strömungsdynamiken aber auch elektromagnetischer oder quantenmechanischer Probleme verwendet. Sie haben gemeinsam, dass sie von allgemeingültigen physikalischen Gesetzen wie der Kontinuitätsgleichung für Massenbilanzen hergeleitet werden. Die Massenbilanzgleichung für ein (infinitesimal) kleines Kontrollvolumen führt auf eine partielle DGL für den Transport von Pollen

$$\frac{\partial P}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x_i} \left( K_{ij} \frac{\partial}{\partial x_j} P \right) - u_j \frac{\partial}{\partial x_j} P + E(x, y, t) \quad (7)$$

Diese Gleichung beschreibt die Ausbreitung in einem turbulenten Windfeld, wobei die  $K_{ij}$  die Komponenten des Tensors der Eddydiffusivität bedeuten. Der Quellterm  $E$  beschreibt die Emission des Pollens. Das Windfeld wird durch die Lösung der Navier Stokes Gleichungen bereitgestellt. Der Vektor enthält zusätzlich die Sinkgeschwindigkeit des Pollens im Gravitationsfeld (Fricke et al., 2004). Mithilfe dieses Modells wird untersucht, wie sich Hindernisse um ein Maisfeld auf die Ausbreitung des Pollens auswirken. Abbildung 7 zeigt die geometrische Konfiguration des Simulationsszenarios. Zwei Maisfelder, die 100m voneinander entfernt sind, sind zusätzlich durch ein Hindernis (Baumreihe) voneinander getrennt. Der Wind weht von links nach rechts, die Pollenquelle ist das linke Feld.

Das Anfangsrandwertproblem wurde mithilfe des Werkzeugs COMSOL Multiphysics gelöst. Dieses basiert auf der Methode der finiten Elemente und verwendet ein Galerkin Verfahren (COMSOL 2005). Das System enthält verschiedene Lösungsverfahren darunter „Variable stepsize backward differen-

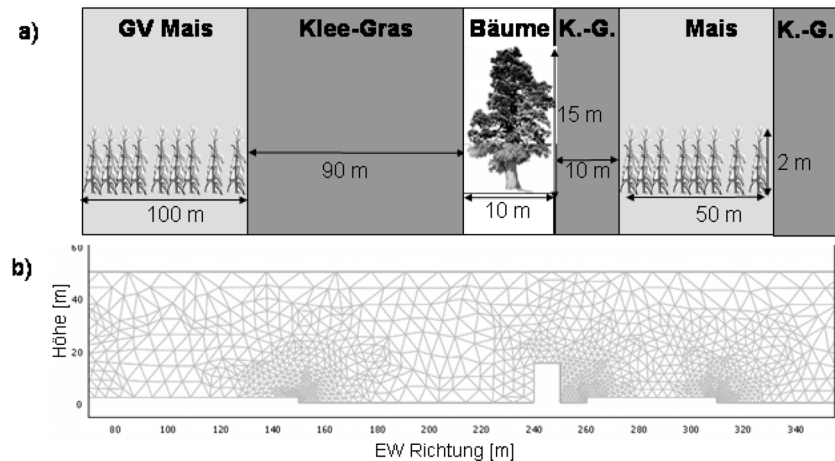


Abb. 7 a-b. Schema des Simulationsszenarios zur Ausbreitung von GV-Pollen über ein Hindernis (a) und Darstellung des Finite Elemente Netzes, auf dem das Anfangsrandwertproblem in COMSOL gelöst wurde (b)

“Methode der finiten Elemente“ Methoden für nicht stationäre nichtlineare Probleme (BROWN et al. 1994, BRENAN et al. 1996). Das Programm ermöglicht die Kopplung von partiellen Differentialgleichungen für unterschiedliche Prozesse (Multiphysics Ansatz). Neben einer Auswahl von klassischen Ansätzen kann der Benutzer auch eigene beliebige Modellformulierungen implementieren. Abbildungen 8 a-e zeigen in zeitlicher Sequenz die Dynamik der Ausbreitung einer Pollenwolke über ein Hindernis. Die hinter dem Hindernis auftretenden Wirbel führen dazu, dass ein Teil der Pollenwolke das Rezeptorfeld unmittelbar hinter dem Hindernis erreicht. Nicht berücksichtigt ist in diesem Beispiel die komplexe Dynamik der Luftströmung innerhalb der Mais- und Baumbestände.

#### IV. Ausbreitung von Populationen und genetischer Information in Landschaften

Notation:

- $L$ : Differentialoperator für räumliche Ausbreitung
- $D(x,y)$ : Dispersionskoeffizienten
- $f$ : Reaktionsterme für Populationsdynamik und Interaktion zwischen den  $N_i$
- $\vec{v}$ : Konvektion
- $R$ : Pflanze

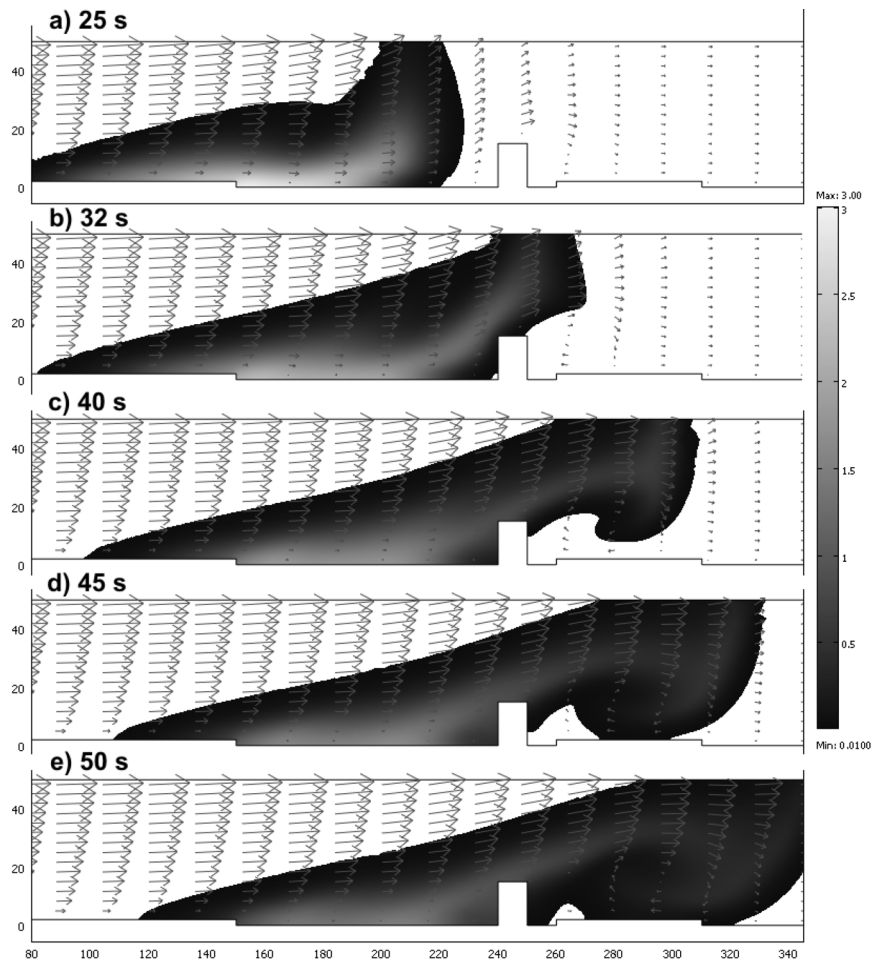


Abb. 8 a-e: Pollenkonzentrationsverlauf während des Fluges einer Maispollenwolke bei Wind von links über eine Baumreihe als Hindernis vor dem Rezeptormaisfeld. Die Pfeile sind die Geschwindigkeitsvektoren des Windfeldes.

- $S$ : Samen  
 $r$ : Wachstumsrate  
 $K(x,y)$ : Umweltkapazität  
 $\alpha$ : Keimrate  
 $\beta_S$ : Anzahl von Samen je Pflanze  
 $\mu_S$ : Mortalitätsrate der Samen

Die Ausbreitung von Pflanzenpopulationen in realistischen Landschaften hängt von der Landschaftsstruktur ab. Der Transport von Pollen und Samen unterscheidet sich zwischen den Landschaftselementen verschiedener Landnutzung. So können Samen durch Erntemaschinen unbeabsichtigt entlang von Wegen bevorzugt transportiert werden oder Waldgebiete ein Hindernis für den Transport von Pollen darstellen. Die Verteilung der Populationsdichte von Pflanzen in der Landschaft wird entscheidend durch die Verteilung geeigneter Habitate und vorhandene Konkurrenz geprägt. Beides kann in Agrarlandschaften durch Fruchtfolgen und Bewirtschaftung eine hohe Dynamik innerhalb und zwischen den Jahren aufweisen. Die Simulation der Ausbreitung von Pflanzen in Landschaften erfordert daher eine explizite Berücksichtigung der Landschaftsstruktur und der Landnutzung.

In diesem Kapitel wird gezeigt, wie raum-zeitliche Populationsdynamik von Pflanzen in heterogenen Landschaften durch Modelle in Form von gekoppelten partiellen DGLn simuliert werden kann. Die Verwendung von partiellen DGLn bietet mehrere Vorteile. Die Prozesse können im Vergleich zu zellulären Automaten in einer hochaggregierten Form beschrieben werden. Des Weiteren stehen fortgeschrittene komplexe Instrumente zur numerischen Lösung von DGLn zur Verfügung.

Die kontinuierliche raum-zeitliche Populationsdynamik wird durch ein System von Reaktions-Diffusionsgleichungen für die Zustandsvariablen  $N_i$  modelliert

$$\frac{\partial N_i}{\partial t} = L_i[N_i] + f_i(N_1, N_2, \dots, N_n) \quad i = 1 \dots n \quad (8)$$

Zustandsvariablen sind Pflanzendichten unterschiedlicher Spezies oder Biotypen und die Samen- und Pollenkonzentrationen. Dabei ist  $L$  der Differentialoperator für die räumliche Dispersion. Im einfachsten Fall ist  $L$  der klassische Diffusionsoperator  $\nabla \cdot D_i(x, y) \nabla$ . Erweitert werden kann das Modell durch einen Term für Konvektion,  $-\vec{\nabla} \cdot \vec{v}$ , also gerichtete Transporte, wie zum Beispiel Transport von Pollen mit dem Wind oder durch Insekten. Für Pflanzen wird der Operator gleich Null gesetzt.

Die Reaktionsterme  $f$  beschreiben die Populationsdynamik sowie die Interaktion zwischen den Biotypen. Im einfachsten Fall entspricht  $f$  dem logistischen Wachstum (s. Gleichung 9). Gegebenenfalls werden auch die Genetik, sowie die Interaktion zwischen verschiedenen Spezies oder Genotypen derselben Spezies mit Hilfe der Reaktionsterme simuliert. Entscheidend ist dabei die Beschreibung der Konkurrenz zwischen den Genotypen.

Die resultierenden nicht-linearen Anfangsrandwertprobleme müssen numerisch über Geometrien von heterogenen Landschaften gelöst werden. Die Geometrien so wie die Verteilung der Landschaftselemente können direkt aus einem Geo-

grafischen Informationssystem (GIS) in COMSOL Multiphysics importiert werden (RICHTER, 2008). Dadurch können für die einzelnen Landschaftselemente die Modellparameter oder sogar unterschiedliche partielle DGLn festgelegt werden und Parameter zur Populationsdynamik, also Habitategnung, Umweltkapazität, Wachstums- und Mortalitätsraten können direkt aus GIS Karten abgeleitet werden. Die Parameter der Raumoperatoren, hier die Dispersionskoeffizienten können als Widerstand der einzelnen Landschaftselemente gegen den Transport von Samen und Pollen verstanden werden. Die Geometrie der Landschaftselemente bestimmt somit auch die Verteilung der Transportparameter.

Die Bedeutung der räumlichen Heterogenität für die Ausbreitung von Pflanzen soll an einem Beispiel für die Ausbreitung eines Unkrautes demonstriert werden. Berücksichtigt wird der Pflanzenbestand,  $R$ , und der Samen,  $S$ . Das Wachstum des Bestandes wird durch ein logistisches Modell ohne Ortsoperator jedoch mit ortsabhängiger Kapazität beschrieben, wobei der 2. Term die Etablierung durch den Samen beschreibt.

$$\frac{dR}{dt} = r R \left(1 - \frac{R}{K(x, y)}\right) + \alpha \cdot S \quad (9)$$

Die Reaktions-Diffusionsgleichung für den Samen lautet

$$\frac{\partial S}{\partial t} = \nabla \cdot D(x, y) \nabla S + \beta_S R - \mu_S \cdot S \quad (10)$$

Der 1. Term ist der Ortsoperator, der 2. Term beschreibt die Samenproduktion der reifen Pflanzen und der 3. Term den Verlust der Keimfähigkeit. Die Parameter  $\beta_S$  und  $\alpha$  werden zeitabhängig formuliert, so dass das System durch die Saisonalität gesteuert werden kann. Das System besteht also aus einer gewöhnlichen und einer partiellen DGL.

In unserem Beispiel existiert das Unkraut zum Simulationsbeginn nur in einem Feld. In allen Feldern wird Management gegen das Unkraut betrieben, was im Modell durch geringe Kapazitäten,  $K(x, y)$ , beschrieben wird. Ausnahme sind vier Felder, sowie entlang der Wege wo kein Unkrautmanagement betrieben wird, d. h. hier sind die  $K(x, y)$  höher. Die Ergebnisse in einer Sequenz von vier Zeitpunkten sind in Abbildungen 9 a-d dargestellt. Wie gut zu sehen ist, erfolgt der Transport bevorzugt entlang der Wege und das Unkraut kann sich von dort auch in geringerem Maße in die angrenzenden Felder ausbreiten (Abb. 9 b). Durch die Landschaftsstruktur und besonders die Lage der Wege werden alle vier Felder ohne Unkrautbekämpfung ungefähr zur selben Zeit erreicht, obwohl sie deutlich unterschiedlich weit von der Quelle entfernt sind (9 c), da das am weitesten entfernte Feld im Osten der Landschaft durch einen geraden breiten



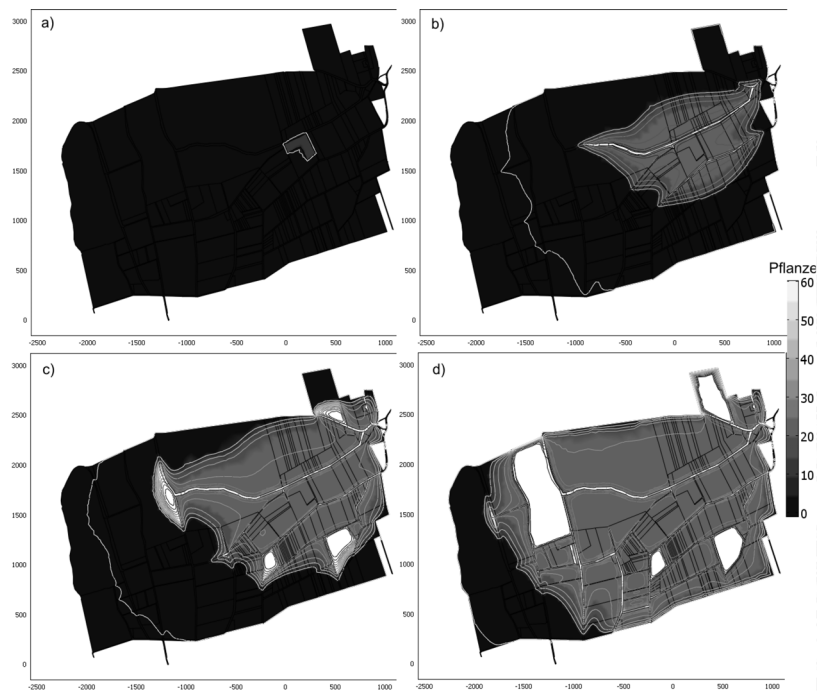


Abb. 9 a-d. Ausbreitung von Unkrautpflanze (Dichte in Graustufen) und Samen (Konturlinien) von einer Quelle. Die Unkrautdichte ist hoch (helle Bereiche) in den Wegen und in c) und d) sind die Felder ohne Unkrautmanagement gut durch die hohe Pflanzendichte (weiß) erkennbar. Abstände in m.

Weg mit dem Quellfeld verbunden ist. Am Ende der Simulation sind die Unkrautdichten in den vier Feldern ohne Unkrautmanagement hoch (Abb. 9d).

Durch Kopplung von Finite Elementen Methoden für die Lösung von nicht-linearen partiellen DGL-Systemen und GIS für die Konstruktion der Modellgeometrie ist es möglich, realistische Szenarios für Management von Schädlingen in Agrarlandschaften zu simulieren. Dabei kann der Einfluss der Landschaftsstruktur, der Anfangsverteilungen, sowie von landwirtschaftlichen Kontrollmaßnahmen auf das Ausbreitungsverhalten untersucht werden. Um diesen Ansatz in der Praxis anzuwenden müssen jedoch detaillierte biologische Daten über die untersuchte Spezies zusammen mit den entsprechenden räumlichen Verteilungen bekannt sein. Die wichtigsten Einflussparameter sind dabei die Anfangsdichten, populationsdynamische Parameter wie Sterberaten, Nachkommenzahl etc., Landnutzung, Habitategnung und Ausbreitungsparameter als Funktion der Landschaftselemente

## V. Diskussion

Die obigen Modellansätze verwenden mathematische Methoden auf unterschiedlichem Niveau. Die zeitdiskreten populationsdynamischen Ansätze lassen sich direkt aus biologischen konzeptuellen Modellen z.B. den Lebenszyklusgraphen ableiten. Die Ausbreitung im zellulären Automaten wird durch unmittelbar einsichtige Regeln beschrieben.

Die Implementierung dieses Ansatzes in ein Programm ist einfach und verlangt keine Kenntnisse in numerischen Verfahren. Diese Klasse von Modellen ist sehr geeignet für die Anwendung durch Biologen oder für eine Zusammenarbeit von Modellierern mit Biologen, da letztere die Umsetzung der biologischen Prozesse in das Modell leicht nachvollziehen können. Die meisten Modellparameter haben eine unmittelbare biologische Bedeutung, so dass selbst beim Fehlen exakter Daten biologisch sinnvolle Intervalle angegeben werden können.

Die Verwendung von partiellen DGLn ermöglicht eine auf physikalischen Gesetzen beruhende Modellierung von atmosphärischen Ausbreitungsvorgängen. Die Kombination diskreter populationsdynamischer Modelle mit physikalisch basierten Ausbreitungsmodellen stellt daher eine sinnvolle Erweiterung gitterbasierter Modellansätze dar. Partielle DGLn ermöglichen die aggregierte Beschreibung von Prozessen. Für größere Skalen wurde daher ein neuartiger Ansatz entwickelt, der Pflanzenwachstum und Ausbreitung durch eine Kombination von gewöhnlichen und partiellen DGLn beschreibt: lokales Wachstum wird durch gewöhnliche und Ausbreitung von Samen und Pollen durch partielle DGLn modelliert. Landschaftsstruktur und landwirtschaftliche Kontrollvariablen gehen als Parameterfelder in die Modellgeometrie ein und werden von GIS bereitgestellt.

Vorteile dieses aggregierten Ansatzes sind neben einer Reduktion der Modellparameter die Möglichkeit, die raumzeitliche Dynamik über großen und komplex strukturierten Landschaftsausschnitten zu simulieren. Es ist klar, dass zum Verständnis dieser Modellansätze erhebliche mathematische Vorkenntnisse notwendig sind, so dass diese nicht mehr unmittelbar zum interdisziplinären Dialog zwischen Biologen und mathematischen Modellierern geeignet sind.

## Literatur

- ANGEVIN F., E. KLEIN, C. CHOIMET, J. MEYNARD, A. DE ROUW & Y. SOHBI (2001):  
Modélisation des effets des systèmes de culture et du climat sur les pollinisations croisées chez le maïs. INRAFNSEA, p 21-36, <http://www.fnsea.fr/dossiers/ogm/OGM020211e.pdf>.
- ARRIT R.W., C.A. CLARK, S. GOGGI, H.L. SANCHEZ, M.E. WESTGATE & J.M. RIESE (2007):  
Lagrangian numerical simulations of canopy air flow effects on maize pollen dispersal. Field Crops Res. 102:151-162.

- BRENAN, K. E., S. I. CAMPBELL & L. R. PETZOLD (1996): Numerical solutions of initial value problems in differential algebraic equations, Elsevier New York, second edition SIAM.
- BROWN, P.N., A. C. HINDMARSH & L.R. PETZOLD (1994): Using Krylow Methods in the solution of large scale differential algebraic systems. SIAM J. Sc. Comput. 15:1467-1488.
- COLBACH N., C. CLERMONT-DAUPHIN & J.M. MEYNARD (2001): GENESYS: a model on the influence of cropping system on gene escape from herbicide tolerant rapeseed crops to volunteers. II. Genetic exchanges among volunteer and cropped populations in a small region. Agric. Ecosystems and Environ., 82:255-270.
- COMSOL Multiphysics User's Guide (2005) COMSOL AB Stockholm.
- FRICKE B.A., A.K. RANJAN, D. BANDYOPADHYAY & B.R. BECKER (2004): Numerical Simulation of Genetically Modified Corn Pollen Flow. The Official Journal of ISPE 24(3):1-7.
- JAROSZ N., B. LOUBET & L. HUBER (2004): Modelling airborne concentration and deposition rate of maize pollen. Atmos. Environ. 38: 5555-5566.
- JASIENIUK M. & B.D. MAXWELL (1994): Population genetics and the evolution of herbicide resistance in weeds. Phytoprotection 75:25-35.
- KLEIN E., C. LAVIGNE, X. FOUEILLASSAR, P.H. GOUYON & C. LARÉDO (2003): Corn pollen dispersal: quasi-mechanistic models and field experiments. Ecol. Monogr 73:131-150.
- LIPSIOUS K., R. WILHELM, O. RICHTER, K.J. SCHMALSTIEG & J. SCHIEMANN (2007): Meteorological input data requirements to predict cross-pollination of GMO Maize with Lagrangian approaches. Environ. Biosafety Res. 5:151-168.
- LISCHKE, H., N.E. ZIMMERMANN, J. BOLLIGER, S. RICKEBUSCH & T.J. LOFFLER (2006): TreeMig: A forest-landscape model for simulating spatio-temporal patterns from stand to landscape scale. Ecol. Model., 199(4): 409-420.
- MAXWELL B.D., M.L. ROUSH & S.R. RADOSEVICH (1990): Predicting the evolution and dynamics of herbicide resistance in weed populations. Weed Technology 4:2-13.
- RICHTER O. (2007): Modelling dispersal of populations and genetic information by finite element methods. Environ. Model. Softw. 23:206-214.
- RICHTER, O. & R. SEPPELT (2004): Flow of genetic information through agricultural ecosystems: a generic modelling framework with application to pesticide resistant weeds and genetically modified crops. Ecol. Model 174: 55-66.
- RICHTER, O., P. ZWERGER & U. BÖTTCHER (2002): Modelling spatio-temporal dynamics of herbicide resistance. Weed Research 42:52-64.